AMEGHINIANA (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.)
28 (3-4): 287-294. Buenos Aires, 1991.

ISSN 0002-7014

UNA NUEVA EQUISETAL DEL TRIASICO DE CACHEUTA, ARGENTINA, CON ESTRUCTURA INTERNA PRESERVADA

Analía E. ARTABE[1] *y Alba B. ZAMUNER*[1]

ABSTRACT: *A NEW EQUISETALEAN OF THE TRIASSIC OF CACHEUTA, ARGENTINE, WITH INTERNAL PRESERVED STRUCTURE.* In this paper an anatomical and morphological study of a new taxonomic entity belonging to the Order Equisetales: *Nododendron suberosum* gen. nov. et sp. is presented. *N. suberosum* is characterized by a stem with a central parenchymatous pith, compact secondary xylem of *Arthroxylon* type, conspicuous secondary phloem and a well developed cortical zone with secondary growth. The external surface shows longitudinal striation and nodes from which whorles of branches and leaves of *Asterophyllites* type are born. The importance of this finding lies in the fact that it certifies the presence of secondary growth in mesozoic Equisetaleans. The absence of medular casts and related fructifications prevents a determination at the Family level.

KEY WORDS: Argentina, Mendoza, Triassic, Potrerillos Formation, Palaeobotany, Systematics, Equisetales.

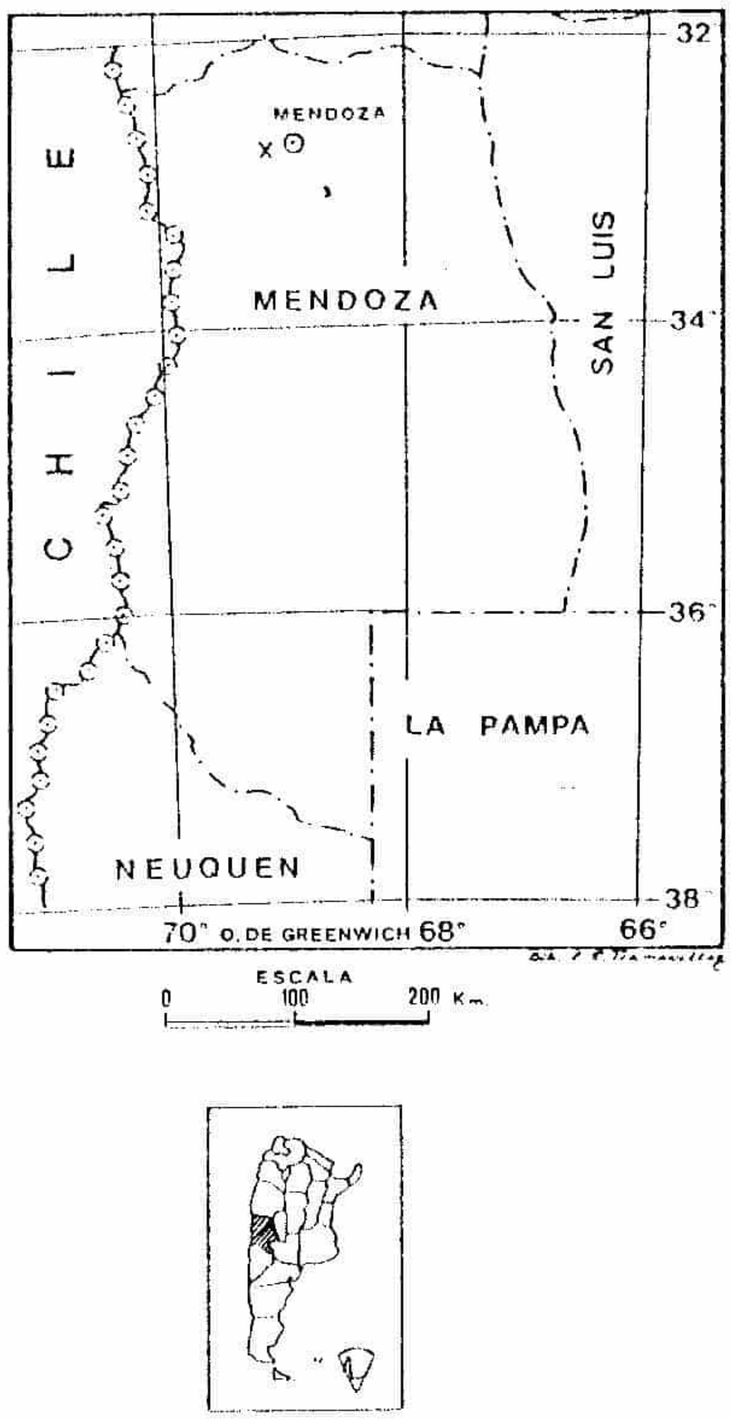
PALABRAS CLAVE: Argentina, Mendoza, Triásico, Formación Potrerillos, Paleobotánica, Sistemática, Equisetales.

INTRODUCCION

En la presente contribución se da a conocer el estudio anatómico y morfológico de un nuevo taxón, *Nododendron suberosum* nov. gen. et sp. Este material fue recolectado por el Dr. E. Rolleri en las cercanías de la antigua administración de Y.P.F., en la localidad de Cacheuta, Formación Potrerillos, Provincia de Mendoza, Argentina (Text-fig. 1).

La pieza en cuestión ofrece especial interés paleobotánico puesto que permite confirmar la presencia de Equisetales con crecimiento secundario en espesor en el Triásico.

Este material fue determinado por Frenguelli (1949) como *Neocalamites carrerei* (Zeiller) Halle, 1908 y posteriormente fue interpretado como un miembro de la Familia Calamitaceae (Artabe y Zamuner, 1986) sobre la base del tipo foliar y el xilema secundario preservado. Un estudio más exhaustivo de los rasgos distintivos de las Familias del Orden Equisetales, evidenció que este material no contaba con suficientes caracteres diagnósticos para realizar una asignación a nivel familiar. Por estas razones, se considera al género *Nododendron* como *Incertae Sedis* dentro del Orden Equisetales.



Text-fig. 1. x = localidad fosilífera.

[1]División Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, U.N.L.P. Paseo del Bosque s/n. 1900 La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

© Asociación Paleontológica Argentina

AMGIIB2-0002-7014/91$00.00+.50

MATERIAL Y METODOS

Se trata de un solo ejemplar preservado como una impresión de varios fragmentos de esfenofitas: corte transversal del tallo a nivel del nudo y superficie externa del mismo, ramas y hojas. Se encuentra depositado en la Colección Paleobotánica de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (LPPB) bajo el número 20768 a y b. Su estado de preservación es bueno; las características anatómicas fueron documentadas por medio de fotografías tomadas con objetivo de macro 105 + 2 dioptrías. La película usada fue Px Pan 35 mm, 125 ASA. Los dibujos a cámara clara fueron realizados con Microscopio estereoscópico Wild M5.

El material actual que se utilizó para efectuar comparaciones, pertenece a *Equisetum giganteum* Linneo. 1753. El mismo fue deshidratado e incluido en parafina, realizándose cortes seriados con micrótomo y coloreándose con Safranina-Fast Green.

SISTEMATICA

Orden EQUISETALES

Nododendron n. gen.

DIAGNOSIS: Tallos articulados, costulados, con verticilos rameales. Hojas verticiladas sobre ramas menores, uninervias de limbo reducido. Vástago en vista transversal a nivel del nudo diferenciado en tres zonas: medular, vascular y cortical. Zona medular parenquimática. Cilindro vascular compacto, sin anillos de crecimiento. Xilema secundario con traqueidas de contornos cuadrangulares que alternan con fibras de sección redondeada. Floema secundario con casquetes fibrosos. Zona cortical constituida por una peridermis diferenciada en dos subzonas: la interna o felodermis y la externa o súber. El súber presenta domos que determinan una superficie externa costulada.

ESPECIE TIPO: *Nododendron suberosum* n. sp.

DERIVATIO NOMINIS: El nombre genérico alude a la parte preservada de la planta; el epíteto específico menciona una de sus características más distintivas.

DISCUSION: Dentro del Orden Equisetales se han descripto hasta el momento tres géneros con estructura interna preservada, los cuales fueron asignados a la Familia Calamitaceae. Estos son *Calamodendron* Brongniart, 1849, *Arthropitys* Goeppert, 1864 y *Arthroxylon* Read, 1952. *Nododendron* se asemeja a *Arthroxylon* por las características del xilema secundario. No obstante, se distingue de este género y de los demás mencionados, por presentar floema y tejidos corticales de naturaleza secundaria.

Nododendron suberosum n. sp.

Lám. I, II y III, fig. 1; Text.-fig. 2

DIAGNOSIS: Igual a la genérica.

DESCRIPCION: En el material se presentan, en estrecha asociación, la impresión de un eje verticilado y la impresión de un nudo en corte transversal (Lám. I, figs. 1, 2); éstos, por sus características morfológicas, serían correlacionables y pertenecerían por lo tanto a la misma planta.

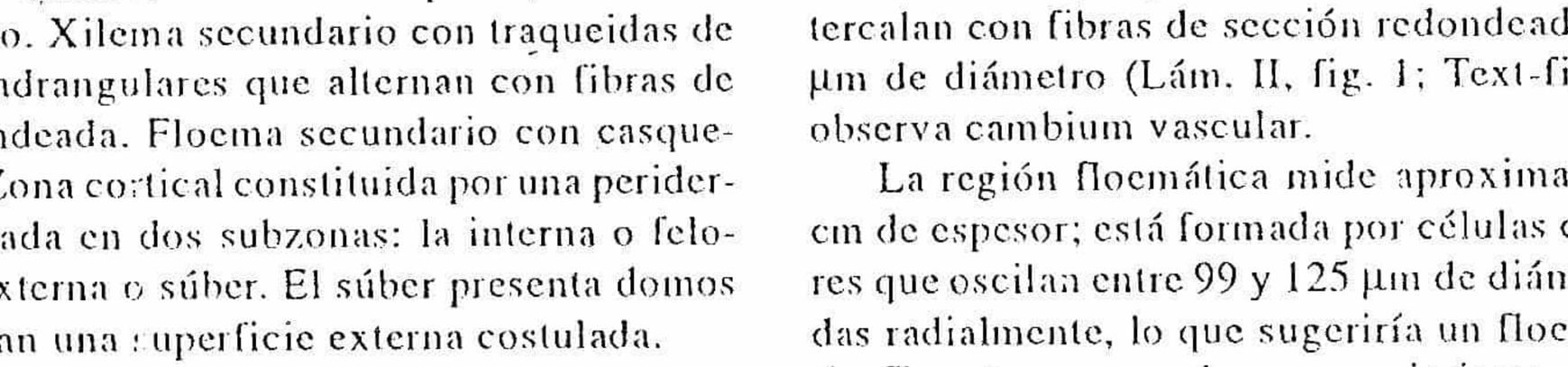
El corte del tallo tiene forma casi circular. Su diámetro oscila entre 4, 5 y 6 cm. En él se pueden diferenciar claramente tres zonas: la médula, el cilindro vascular y la corteza (Lám. I, fig. 2).

La región medular es parenquimática y mide entre 2,7 y 3,3 cm (Lám. I, fig. 1, Text.-fig. 2).

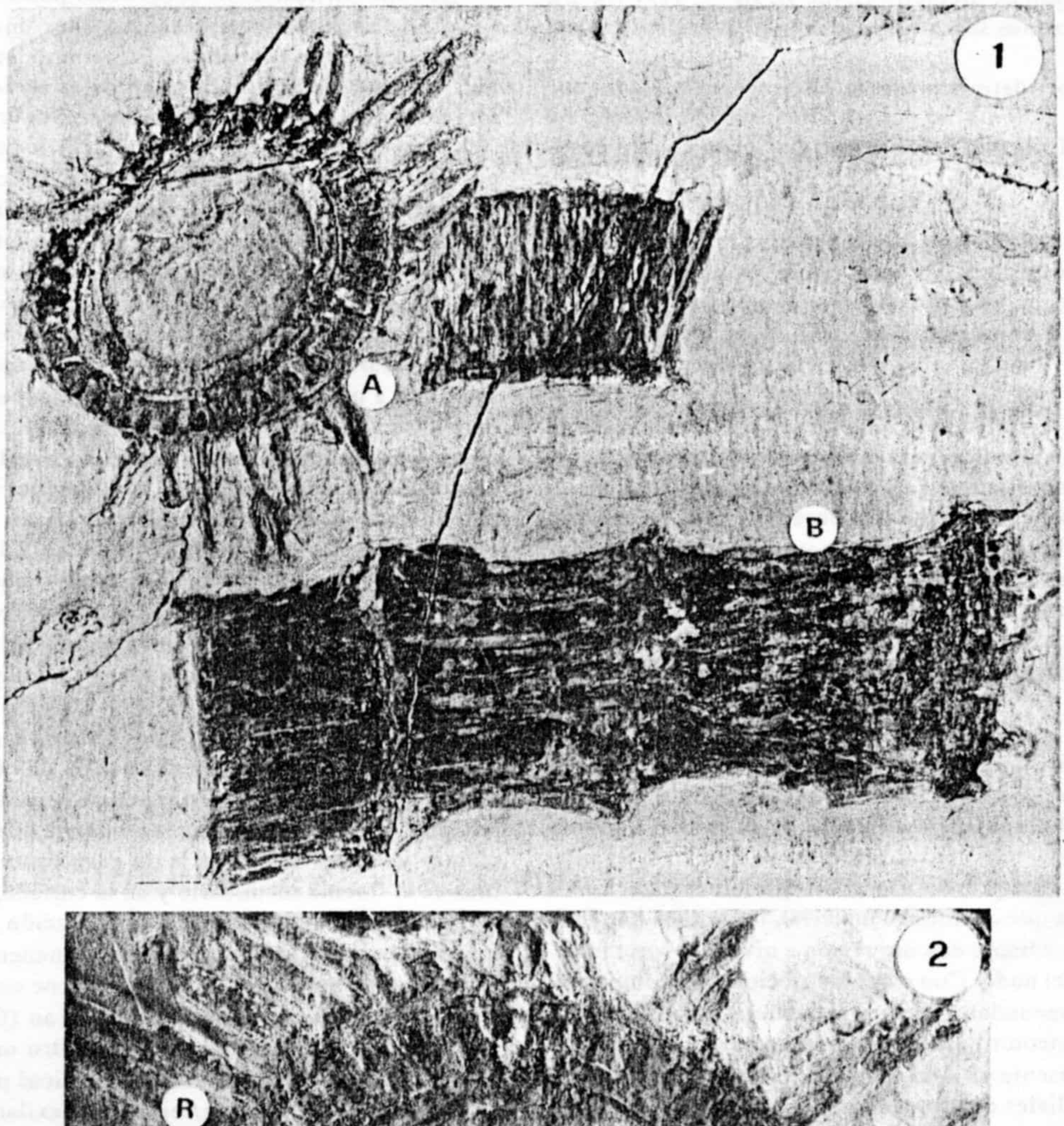
El cilindro vascular tiene un espesor que oscila entre 0,4-0,5 cm. No se observa xilema primario. El xilema secunario es compacto, no desarrolla anillos de crecimiento y no se observan radios parenquimáticos. Las traqueidas son de contorno cuadrangular, miden entre 116-182 µm y forman hileras radiales que se intercalan con fibras de sección redondeada de 66 a 99 µm de diámetro (Lám. II, fig. 1; Text-fig. 2). No se observa cambium vascular.

La región floemática mide aproximadamente 0,1 cm de espesor; está formada por células cuadrangulares que oscilan entre 99 y 125 µm de diámetro, alineadas radialmente, lo que sugeriría un floema secundario. En esta zona se observan, asimismo, casquetes fibrosos cuyos elementos presentan un diámetro aproximado de 66 µm (Lám. II, fig. 1; Text-fig. 2).

La zona cortical está constituida por una peridermis diferenciada en dos regiones: la interna o felodermis y la externa o súber, separadas por una o dos capas de células que podrían representar un felóge-



Text-fig. 2: **M** médula; **X2** xilema secundario; **F2** floema secundario; **Fe** felodermis; **Su** súber. (21 x).



LAMINA I. **Nododendron suberosum** 1. Aspecto general del espécimen. A. Diafragma nodal; **B.** Impresión externa del tallo. x 0,75. 2. Aspecto general del diafragma nodal: zona medular (M); cilindro vascular (V); zona cortical (C); ramas (R). x 1,36.

no. La felodermis está bien desarrollada (0,55 cm) y presenta células de forma poligonal, regularmente ordenadas, cuyos diámetros oscilan entre 99 y 133 µm (Lám. II, fig.1; Text-fig. 2). El súber mide entre 0,20 y 0,25 cm; presenta células cuadradas, engrosadas, semejantes entre sí, alineadas radialmetne, de

33 a 66 µm de diámetro (Lám. II, fig. 1; Text-fig. 2). Ambas zonas son atravesadas por los rastros rameales.

La peridermis presenta, externamente domos que otorgan al contorno del tallo una sección asteriforme (Lám. II, fig. 1). Estos se correlacionan con las costillas visibles en la superificie externa del eje.

Por último, se observa un verticilo de 35 ramas, las cuales coinciden con los rastros rameales presentes en la corteza. En estas ramas se distinguen 4 o 5 costillas, pudiéndose observar en una de ellas, un nudo con 8 hojas delgadas, filiformes, uninervias, de hasta 1,12 cm de largo por 0,01 cm de ancho (Lám. I, fig. 3).

El eje verticilado encontrado en asociación con la impresión nodal es, evidentemente, un eje de orden menor, ya que su ancho oscila entre 3,4 y 5 cm. La superficie externa presenta de 15 a 20 costillas; entre ellas puede observarse un estriado menor donde se visualizan células cuadrangulares, engrosadas, de naturaleza suberosa. En el nudo superior se observa una serie de cicatrices ovaladas que corresponden a los rastros de un verticilo de ramas (Lám. I, fig. 2).

COMPARACIONES: *Nododendron suberosum* n. sp. fue comparado con los géneros de la Familia Calamitaceae definidos sobre la base de su estructura interna, aunque con ciertas reservas, ya que las Calamitaceae se han preservado como permineralizaciones, mientras que en nuestro material, los tejidos han fosilizado mediante una impresión a nivel del corte transversal del nudo. Con estas restricciones se comparó el xilema secundario, floema secundario y zona cortical.

Se encontró que el xilema secundario es semejante al presente en *Arthroxylon*; en ambos casos las hileras radiales de traqueidas alternan con hileras radiales de fibras. Hay que resaltar, sin embargo, que debido al grado de preservación, no se observa en *Nododendron suberosum* parénquima fascicular.

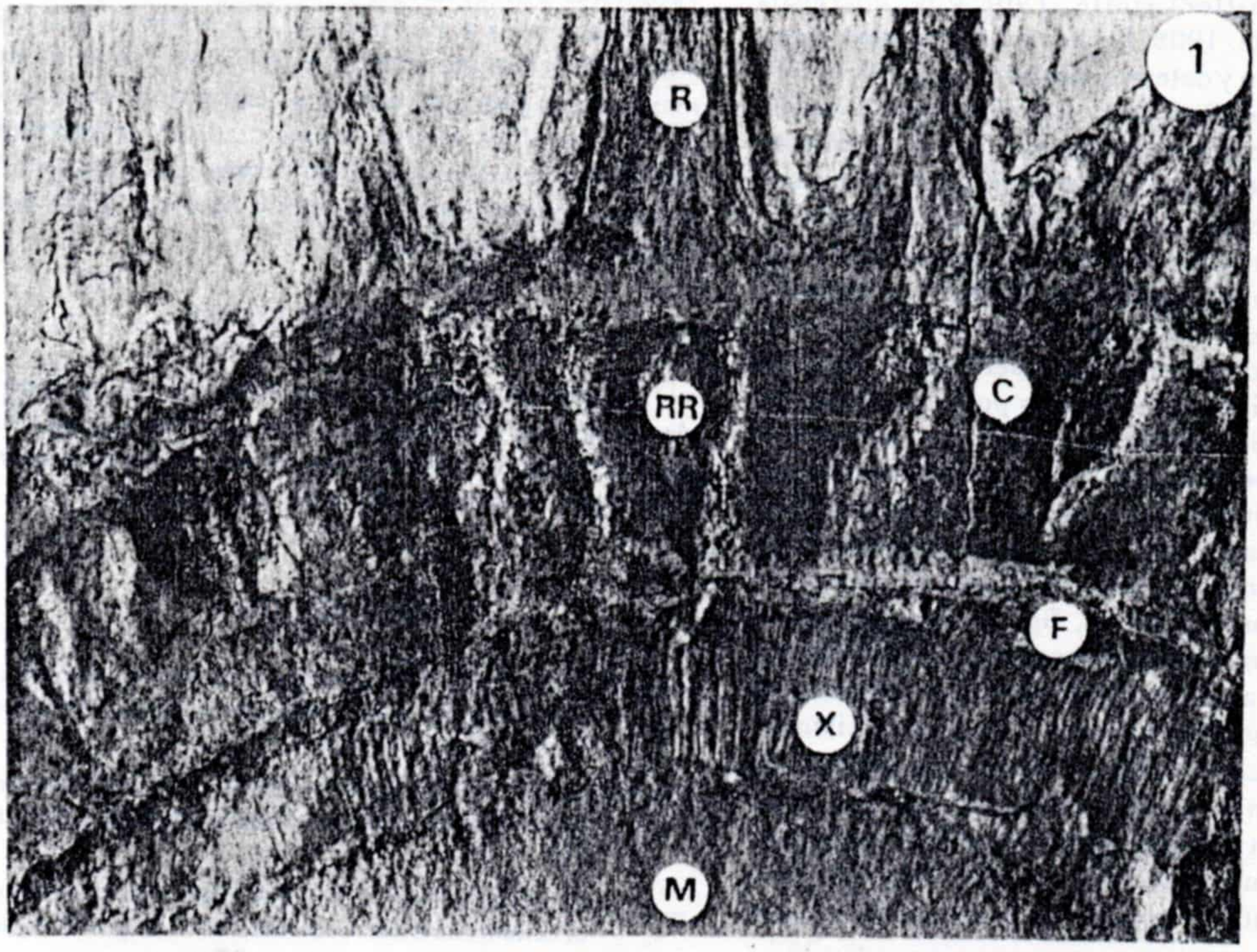
Respecto del floema secundario, éste está bien desarrollado, con células cuadrangulares que alternan con casquetes fibrosos. Esto contrasta con lo que ocurre en los géneros de Calamitáceas paleozoicas, donde este tejido no ha sido detectado con certeza. Así, Andrews y Mahabale (1961), Agashe (1964) y Ogura (1972), han señalado la presencia de tejidos extraxilares, probablemente floemáticos, en *Arthropitys communis* (Binney) var. *septata* Andrews, 1952. Estos tejidos serían de naturaleza primaria; por estas razones otros autores, como Gensel y Andrews (1984), han sugerido la posibilidad de que estas plantas tuviesen un cambium unifacial. Las observaciones realizadas en *Nododendron suberosum* indican la existencia de un floema cuya posición, estructura y ordenamiento no hacen dudar acerca de su naturaleza secundaria.

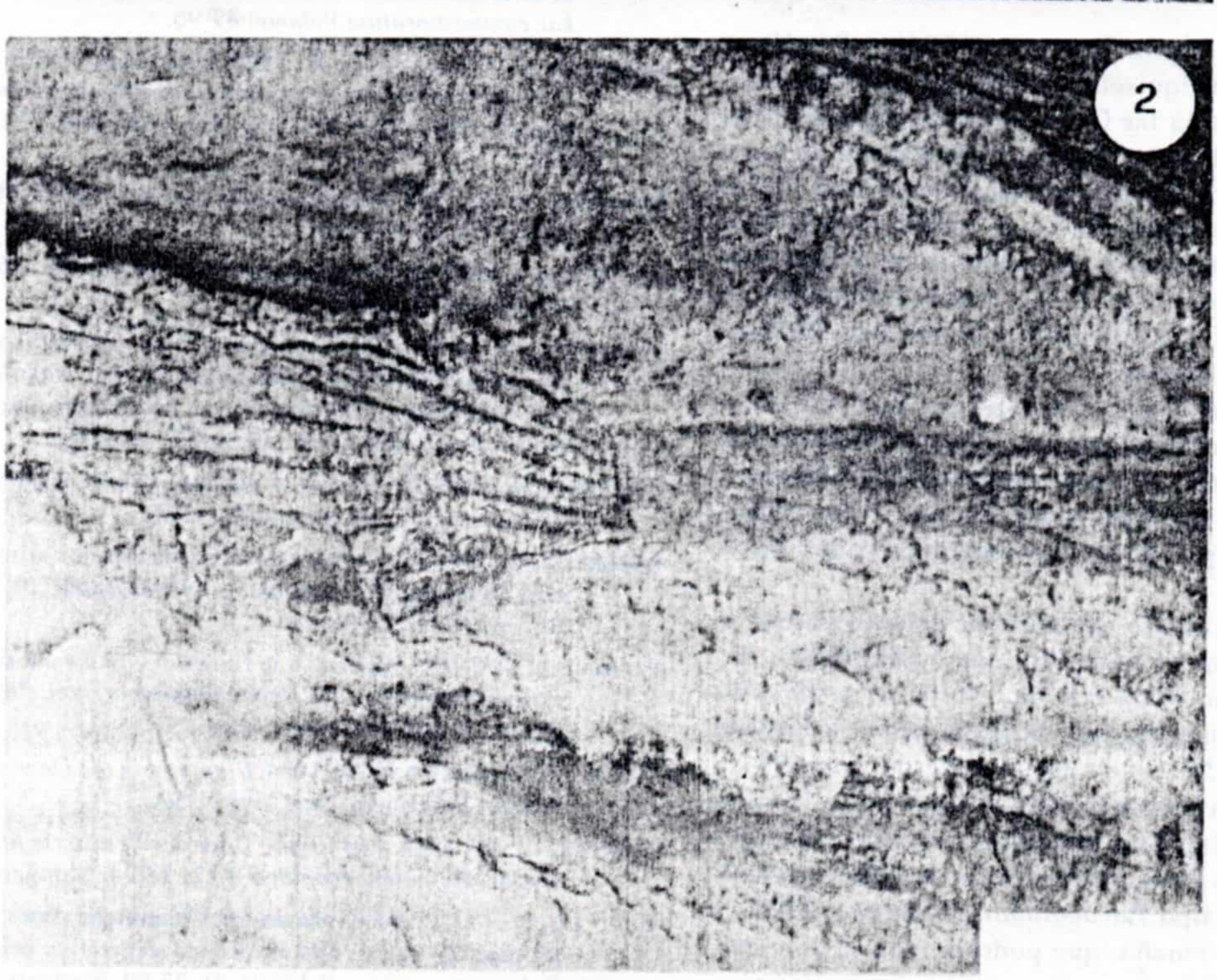
La zona cortical de *N. suberosum* posee un fuerte desarrollo secundario representado por una peridermis dividida en dos subzonas. En general, en la Familia Calamitaceae, los tejidos corticales no se han preservado o son de naturaleza primaria. Según Boureau (1964) puede desarrollarse una hipodermis con dos tipos celulares de resistencia diferencial, los cuales dan a la planta un aspecto carenado. De los géneros con estructura interna conocida, se ha descripto en tres ocasiones (Williamson, 1878; Williamson y Scott, 1894 y Eggert, 1962) la presencia de tejidos posiblemente peridérmicos en *Arthropitys communis* (Binney) Renault, 1876. De los casos mencionados, uno se refiere a un desarrollo peridérmico, coincidente al que presentan las Lycophytae arbóreas. Los dos restantes muestran células corticales ordenadas radialmente, de paredes delgadas, de distribución subepidérmica, o ubicadas inmediatamente por fuera del cilindro vascular. Según Eggert (*op. cit.*), la proliferación de un parénquima cortical seriado subepidérmico podría deberse a heridas. Ninguno de estos casos muestra evidencias concluyentes acerca de la existencia de un felógeno que origina súber y felodermis (Eggert, 1962).

Es interesante señalar que, las Calamitáceas paleozoicas, presentan un fuerte desarrollo del xilema secundario, que contrasta con tejidos extraxilares poco potentes y generalmente de naturaleza primaria. En plantas actuales la presencia de gran cantidad de fibras en el floema secundario y en la corteza, está íntimamente relacionada con una disminución en la formación de xilema secundario. De esta manera, los mecanismos por los cuales la planta obtiene sostén y resistencia mecánica no se desequilibran (Carlquist, 1975). Puede verse entonces que nuestro material se diferencia de las Calamitáceas paleozoicas por poseer una menor relación xilema/tejidos extraxilares. El desarrollo de cortezas secundarias amplias, se vincula en general a una mayor necesidad de protección de los tejidos internos, en respuesta a ambientes más continentales.

Comparando a estas Equisetales con crecimiento secundario en espesor, notamos que, aparentemente, a través del tiempo, se produce una marcada merma en la cantidad de xilema secundario; paralelamente hay un aumento de fibras floemáticas y corticales y una complejación cortical. Probablemente dichas diferencias se deban a que estos vegetales ocuparon ambientes más xeromórficos durante el Mesozoico.

En cuanto a la morfología general, nuestro material podría compararse con el género *Neocalamites* Halle, 1908, aunque se diferencia por su tipo foliar. Zeiller (1903) y Halle (1908) caracterizaron al género *Neocalamites* interpretando que portaba hojas largas de hasta 20 cm. El taxón aquí estudiado puede compararse con varias especies de este género como





LAMINA II. **Nododendron suberosum** 1. Detalle del diafragma nodal: zona medular (M); xilema secundario (X); floema secundario con casquetes fibrosos (F); zona cortical (C) con trazas rameales (RR); ramas (R). x 5. 2. Detalle de ramas con un ciclo de hojas tipo **Asterophyllites**. x 6.

N. carrerei (Zeiller) Halle, 1908 y *N. hoerensis* (Schimper) Halle, 1908. De hecho, este mismo ejemplar fue descripto y determinado por Frenguelli (1949) como *N. carrerei*. Este autor consideró que el espécimen no poseía crecimiento secundario. El xilema secundario fue interpretado como restos de una pared diafragmática; el floema secundario con casquetes fibrosos como los haces conductores primarios y las trazas rameales como costillas corticales. Las estructuras que, en nuestro caso, han sido definidas como ramas fueron descriptas por Frenguelli como hojas. La naturaleza caulinar de los rastros pudo establecerse a partir del estudio comparativo realizado con material actual de *Equisetum giganteum*, el cual fue utilizado debido a la ausencia de información respecto de estructuras nodales fósiles. En la zona nodal de *E. giganteum*, las ramas se emiten en forma perpendicular al eje de la planta (Lám. II, fig. 2), mientras que la emisión de los microfilos se realiza en forma oblicua, observándose, a diferencia de las trazas rameales, su alejamiento paulatino respecto de los haces xilemáticos centrales (Lám. II, fig. 3). En nuestro material los rastros salen en forma recta (Lám. II, fig. 1) y se correlacionan con ejes que presentan además varias costillas sobre su superficie externa; uno de ellos, además, presenta un verticilo de hojas tipo *Asterophyllites*.

DISCUSION: Según Boureau (1964) y Bierhorst (1971) el Orden Equisetales incluye nueve Familias. De todas ellas sólo las Calamitaceae y Apocalamitaceae presentan hojas uninervias, libres desde su base.

A pesar de que revisiones recientes (Good, 1975) cuestionan la validez de estas Familias, estudios anatómico-morfológicos realizados sobre material actual de *Equisetum* (Page, 1972) avalan la hipótesis de Boureau (*op. cit.*) acerca de la existencia de los linajes antes mencionados.

En cuanto a su distribución temporal, las Calamitaceae vivieron fundamentalmente durante el Paleozoico superior, extinguiéndose en el Pérmico, mientras que las Apocalamitaceae están representadas tanto por géneros paleozoicos como mesozoicos.

El material objeto del presente estudio posee caracteres anatómicos (tipo de xilema secundario: *Arthroxylon*) y morfológicos (tipo foliar: *Asterophyllites*) que nos sugeriría una filiación hacia la Familia Calamitaceae. Sin embargo, el material esfenofítico triásico ha sido habitualmente ubicado en la Familia Apocalamitaceae. Esta asiganción se debe a que, generalmente, las formas encontradas se refieren a moldes medulares tipo *Paracalamites* Zalessky, 1927, a veces de gran tamaño, que podrían indicar un crecimiento secundario.

La diferenciación de las Familias Calamitaceae y Apocalamitaceae está basada en las características de los moldes medulares (con o sin alternancia de haces vasculares a nivel nodal) y las estructuras reproductivas (bracteadas o no bracteadas). Nuestro material sólo cuenta con caracteres vegetativos. Hasta el momento no se han encontrado ni estructuras reproductivas, ni moldes medulares asociados que permitan una asignación familiar. Esto determina la ubicación de *Nododendron* como un género *Incertae Sedis* dentro del Orden Equisetales.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer especialmente al Dr. Sergio Archangelsky el estímulo y las valiosas sugerencias aportadas en el transcurso de la concreción de este trabajo y por la lectura crítica del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

AGASHE, S. N., 1964. The extraxylary tissues in certain Calamites from the American Carboniferous. *Phytomorphology*, 14 (4): 598-611.

ANDREWS, H. N., 1952. Some American petrified Calamitean Stems. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 319: 189-218.

_____ y MAHABALE, T. S., 1961. The extra-stelar tissues of certain American Calamite stems. *Prof. S. P. Agharkar commemoration Volume*: 89-96.

ARTABE, A. E. y ZAMUNER, A. B., 1986. Una Calamitaceae del Triásico de Cacheuta, Argentina, con estructura interna preservada. *Actas IV Congr. Arg. Paleontol.*, 3: 131-132.

BIERHORST, D. W., 1971. *Morphology of Vascular Plants*. Macmillan Co., Nueva York.

BOUREAU, E., 1964. *Traité de Paléobotanique*. T. III: 1-544. Masson et Cie., París.

BRONGNIART, A., 1849. *Tableau des genres de végétaux fossiles considerés sous le point de vue de leur classification botanique et leur distribution géologique*. Dictionaire Univ. Histoire Nat., 13: 1-127 (52-176).

CARLQUIST, S., 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*. University of California Press., USA.

EGGERT, D. A., 1962. The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. *Palaeontographica* Band 110, Abt B (5-6): 99-127. Stuttgart.

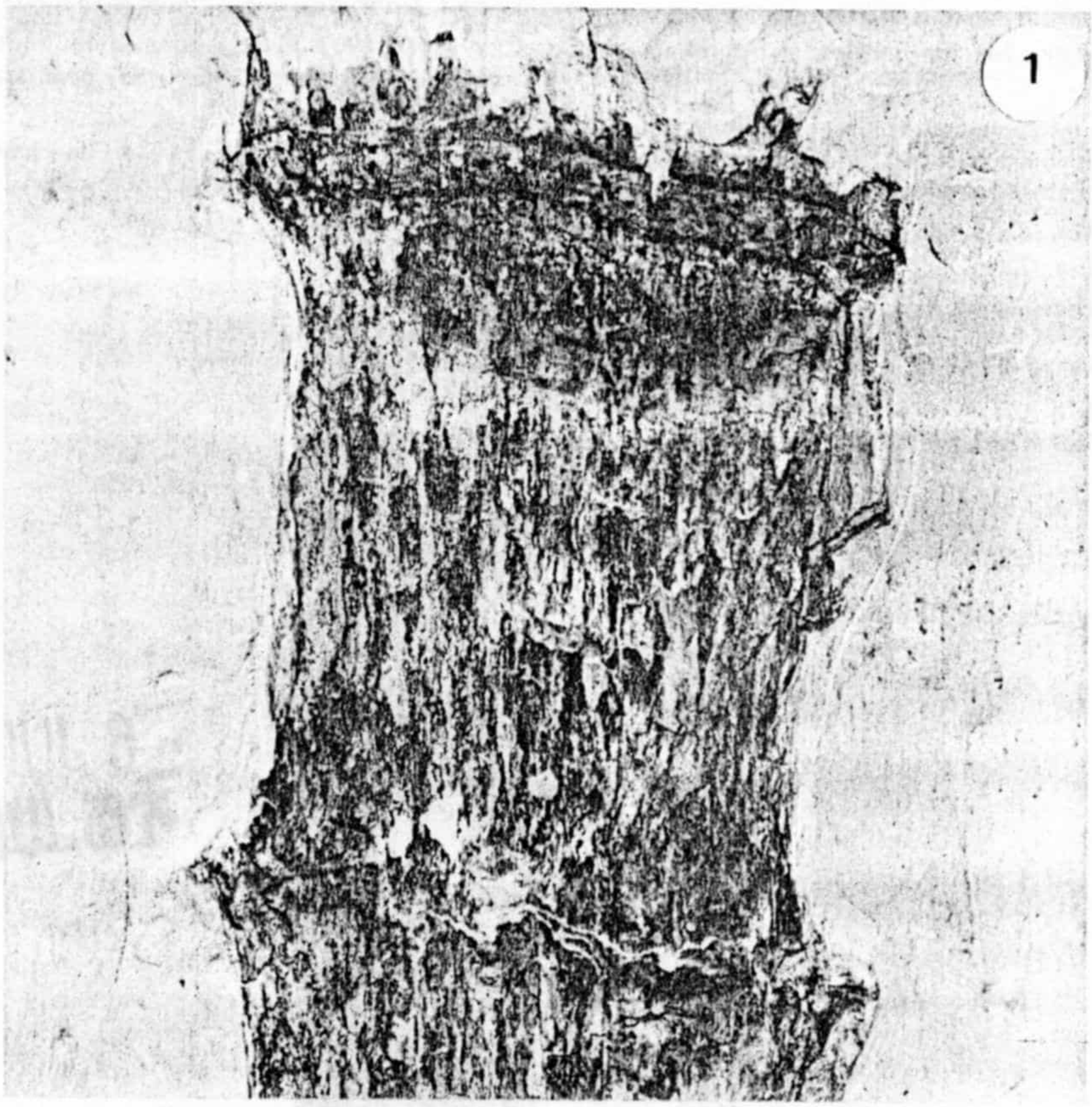
FRENGUELLI, J., 1949. Addenda a la flora del Gondwana superior en la Argentina. III. *Neocalamites carrerei*. *Physis*, 20 (57): 150-158. Buenos Aires.

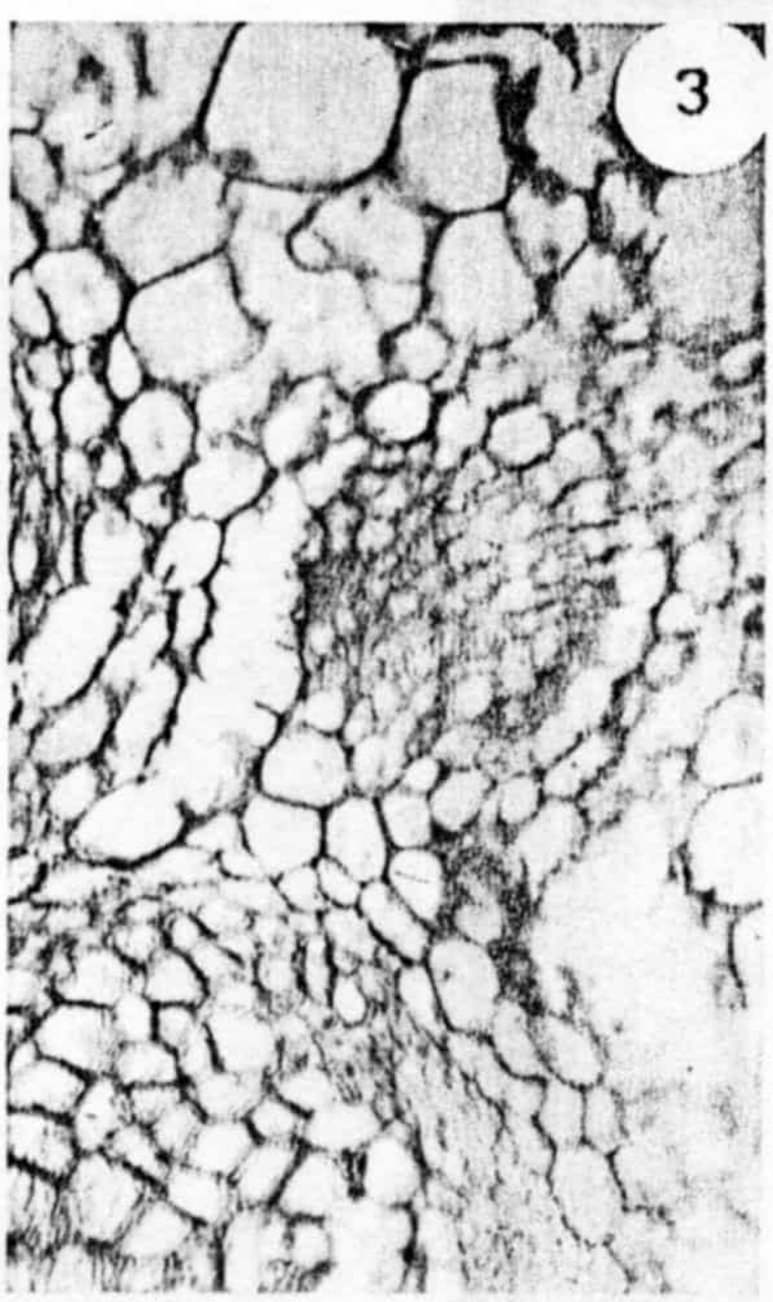
GENSEL, P. y ANDREWS, H. N., 1984. *Plant life in the Devonian*. Praeger Publishers. New York, USA.

GOEPPERT, H. R., 1864. Die fossile flora der Permischen Formation. *Palaeontographica* B 12: 1-224. Stuttgart.

GOOD, Ch. W., 1975. Pennsylvanian-age Calamitean cones, elater-bearing spores, and associated vegetative organs. *Palaeontographica* B 153 (1-3): 28-99. Stuttgart.

HALLE, T. G., 1908. Zur Kenntnis der Mesozoischen Equisetales Schwedens. *Kungl. Svendka Vet. Handl.* Band 43 (1): 1-37. Stockholm.





LAMINA III. **Nododendron suberosum** 1. Detalle de la superficie externa del tallo mostrando un nudo con un verticilo de trazas rameales. x 1,5. 2. Emisión de traza rameal en **Equisetum giganteum.** x 100. 3. Emisión de traza foliar en **Equisetum giganteum.** x 100.

LINNEO, C., 1753. *Systema naturae per regna trianaturae*. Tomo 11, parte 11: 1288. 13 ed. Lugduni, J. B. Delamolliere.

OGURA, Y., 1972. *Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes*. 2da. Edition Gebü der Borntraeger Berlin.

PAGE, C. N., 1972. An interpretation of the morphology and evolution of the cone and shoot of *Equisetum*. *Bot. J. Linn. Soc.*, 65: 359-397. London.

READ, F. D., 1952. *Arthroxylon*, a redefined genus of Calamite. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 391: 173-187.

RENAULT, B., 1876. Recherches sur quelques Calamodendrées et sur leurs afinités botaniques probables. *C. R. Academie Sci. Paris*, 83: 574-576.

WILLIAMSON, W. C., 1878. *On the organization of the fossil plants of the Coal Measures*. Pt. IX, 169: 319-364.

_____ y SCOTT, D. H., 1894. Further observations on the organization of the fossil plants of the Coal Measures, Pt. 1: *Calamites, Calamosotachys and Sphenophyllum*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B* 185: 863-959.

ZALESSKY, M. D., 1927. Flore permienne des limites ouraliannes de l'Angaride. *Comité russe géol. Mem.*; 176: 1-52.

ZEILLER, R., 1903. Flore fossile des Gites de Charbon du Tonkin. *Etudes des Giles Min. France*, Paris: 137-143.

Original recibido el 30 de octubre de 1990.
Aceptado el 12 de junio de 1991.

26 JUL 1993
26 JUL 1993

26 JUL 1993